MÉCANISMES POTENTIELS RÉGISSANT LE CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES AGENTS PHYTOPATHOGÈNES

SY A.A.(1), ALBERTINI L. (1), MOLETTI M. (2) et HAMANT Cl.(3)

(1) Laboratoire de Cytologie et de Pathologie végétales, ENSAT, 145 avenue de Muret, 31076 Toulouse Cedex, France
(2) Centro di Ricerche sul Riso, P. zza Martiri della Liberta 31, Casella Postale 99, 27036 Mortara (PV), Italia
(3) Bellevue, 56360 Le Palais, France

RÉSUMÉ - Conjointement à nos travaux sur les mécanismes régissant le contrôle biologique de *Pyricularia oryzae* Cav., nous avons dressé un bilan de l'état des recherches concernant les mécanismes impliqués dans le contrôle biologique des agents phytopathogènes. En dépit de la densité des informations recueillies, force nous a été cependant de constater l'imprécision, voire l'ambiguïté d'une terminologie abondante mais d'exploitation souvent difficile, en raison notamment de démarches expérimentales et/ou spéculatives sectorielles et par trop "délimitées". A l'issue de cette prospection bibliographique exhaustive et fort de notre expérience spécifique nous proposons un schéma de synthèse qui nous paraît mieux intégrer (en terme d'interactions) l'ensemble des composantes de l'espace pathologique en vue d'une meilleure appréhension des "mécanismes impliqués dans le contrôle biologique des agent phytopathogènes". Cette redéfinition des "concepts usuels" (antagonismes par hypovirulence, antagonisme par prédation, antagonisme de type biochimique, antagonisme par compétition, autres mécanismes) possède le double avantage de matérialiser le phénomène d'antagonisme et d'en restituer le mécanisme prééminent (ou exclusif) par lequel il s'exprime.

ABSTRACT - In parallel to our own investigations on the mechanisms involved in the biological control of *Pyricularia oryzae* Cav., a worldwide survey of the investigations relative to the mechanisms characterized in the biological control of phytopathogenic agents was carried out. In spite of the abundance of the data collected, their utilization proved to be difficult as a result of the varied and unprecise terminology. The literature survey and our own specific experience were used for putting forward an overall scheme which tries to integrate the whole of the components of the pathological space and thus allows a better approach of the mechanisms involved in the biological control of phytopathogens.

MOTS CLÉS : Lutte biologique, Antagonisme, Mécanismes en lutte biologique, Espace pathologique.

INTRODUCTION

A l'importance considérable des acquis des recherches sur les mécanismes impliqués dans le contrôle biologique des agents phytopathogènes, force nous est d'opposer l'imprécision et parfois l'ambiguïté d'une terminologie abondante sous-tendue par une démarche expérimentale et/ou spéculative sectorielle et par trop "délimitée".

La redéfinition globale de la terminologie consacrée constitue la substance de la présente publication. C'est dans ce cadre de précision des "concepts usuels" que devra s'intégrer notre prochaine publication sur "Les mécanismes régissant le contrôle biologique de *Pyricularia oryzae* Cav.".

Dans la suite de la présente publication, la primauté sera accordée à la description des mécanismes impliqués en lutte biologique contre les agents phytopathogènes; cependant, nous ne manquerons pas de fournir en annexe (annexe 1) quelques illustrations de type épidémiologique afin de matérialiser l'importance des facteurs de l'environnement.

Les mécanismes décrits par la plupart des auteurs (y compris nous-même) se réfèrent à des recherches *in vitro* (ex: Sy, 1987); en conséquence, les spéculations scientifiques générées par de telles investigations ne permettent pas -en dépit de leur intrêt notoire- de préjuger de façon absolue des mécanismes intimes effectivement impliqués au cours des interactions exprimées entre les composantes de l'espace pathologique dans leur diversité: l'épithète de "potentiels" (attribuée aux mécanimes) exprime d'une part que de telles observations (afférentes aux recherches *in vitro*) devront être interprétées avec circonspection et d'autre part qu'un approfondissement des recherches (*in vitro* et *in vivo*) demeure plus que jamais d'actualité.

La figure 1 se voudrait une **représentation intégrée** des notions d' **espace pathologique** (cible centrale) et des **mécanismes potentiels en lutte biologique** (cible périphérique) que nous nous proposons de décrire brièvement, étant entendu que toute appréhension unidimentionnelle ou sectorielle relève à ce propos du simple artifice pédagogique.

Etroitement conditionnées par les **paramètres biotiques et cosmiques de l'environnement**, les interactions **hote x parasite x antagoniste** devront être resituées dans le **temps** afin de leur conférer leur caractère dynamique; d'où la notion d' **espace pathologique** qui restitue relativement bien l'aspect cinétique de ces interactions. Dans notre esprit, le terme **antagoniste** signifie l'aptitude d'un agent (physicochimique ou biologique) à contrarier (partiellement ou de façon absolue) l'expression d'un agent phytopathogène en l'occurence. Ainsi, le **phénonème d'antagonisme** se définirait par son **essence générale** qui ne permet, en aucune manière, de préjuger du ou des mécanisme (s) générant l'efficience observée. L'aptitude d'un agent biologique à extérioriser un pouvoir antagoniste vis-à-vis d'un agent phytopathogène se réfère dans ces conditions à une terminologie appropriée qui, en tout état de cause, se voudrait exempte de toute éventuelle interprétation latérale: nous parlerons alors d' **antagonisme par hypovirulence,** d' **antagonisme par prédation** (Mécanisme micro-morphologiques, Nématodes mycophages), d' **antagonismes de type**

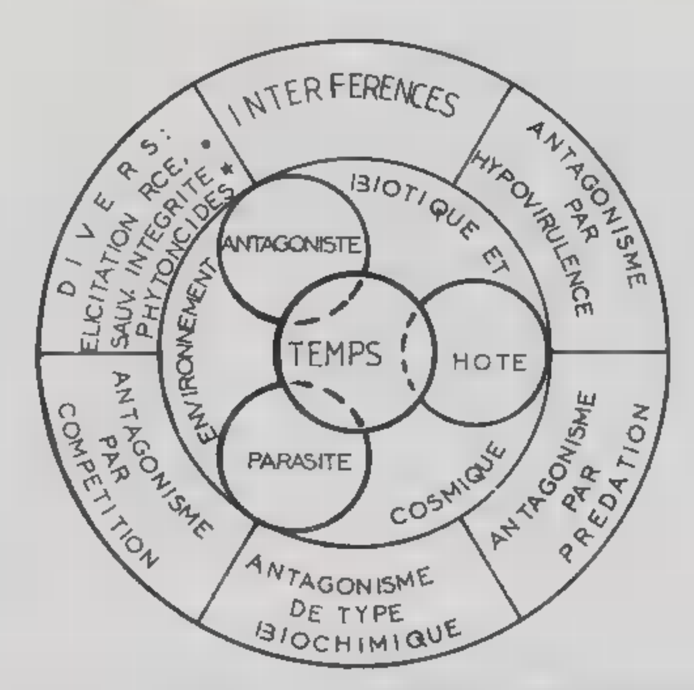


Fig. 1. - Représentation plane de l'espace pathologique et des diverses modalités du phénomène d'antagonisme vis-à-vis des agents phytopathogènes.
Fig. 1. - Mechanisms involved in host x parasite x antagonist interactions.
(*) Elicitation de la résistance de l'hôte. (*) Elicitation of the host resistance.
(★) Sauvegarde de l'intégrité de phytoncides. (★)Safe keeping of the phyconcids integrity.

biochimique (Toxines, Enzymes), d' **antagonismes par compétition** (Nutriments, Espace), à moins que les procédures du phénomène ne résultent de la conjugaison **(interférences)** de partie ou totalité des éventualités précitées avec, le cas échéant, prééminence d'une ou plusieurs d'entre elles.

Cette terminologie possède le double avantage de matérialiser le phénomène d'antagonisme et d'en restituer le mécanisme prééminent (ou exclusif) par lequel il s'exprime.

ANTAGONISME PAR HYPOVIRULENCE

Le terme d' **hypovirulence** caractérisant une souche "parasite" peu ou prou virulente, celui de **prémunition** désigne l'acquisition -chez un hôte sensible- d'une **résistance induite** consécutive à un traitement préalable par une souche hypovirulente: ainsi, le trempage des boutures de patate douce dans une suspension conidienne d'une souche hypoagressive de *Fusarium oxysporum* se traduit par la protection de ces boutures contre les attaques consécutives à un repiquage dans un sol naturellement infesté par la souche pathogène; la protection résultant de cette procédure est aussi satisfaisante

que celle garantie par un traitement au bénomyl (Ogawa & Komada, 1984). Le contrôle biologique des agents phytopathogènes par le biais de la prémunition a été examiné pour de nombreux types d'interactions Hôte x Parasite: melon x *F. oxysporum* f. sp. *melonis* (Mas et al., 1981/cités par Alabouvette & Davet, 1985); Blé x *Gaeumannomyces graminis* (Lemaire et al., 1982); Melon x *Rhizoctonia solani* (Lemaire et al., 1984/cités par Alabouvette & Davet, 1985); Châtaignier x Souche challenger de *Endothia parasitica* (Kuhlman et al., 1984); *Citrus* x Souche challenger de VANT, agent de la Tristeza (Doz et al., 1983); Tomate x Souche challenger du VMC (Dos et al., 1983), etc...

En dépit de son caractère séduisant, cette piste originale d'investigation ne fera l'objet d'aucun développement expérimental pour ce qui concerne la lutte biologique contre la pyriculariose du riz, eu égard notamment à la variabilité exceptionnelle inhérente à l'agent pathogène incriminé et aux risques de réversion non négligeables de souches prémunisantes éventuelles.

ANTAGONISME PAR PRÉDATION

- Exposé du problème

- Dans ce type d'interactions, le contact physique intime (reconnaissance mutuelle des parois par implication de lectines ?) entre les organes des protagonistes en présence se révèle comme étant la condition sine qua non du contrôle biologique de l'agent phytopathogène par l'agent antagoniste, même si, en dernière analyse, la matérialité de cette relation intime se traduit par des **messages de nature biochimique** (actions enzymatique et /ou antibiotique).

- Par delà les précédentes **redéfinitions des concepts usuels** (Hyperparasitisme, Mycoparasitisme, Parasitisme interfongique, Parasitisme direct, etc...), force nous est d'admettre l'importance considérable des acquis de la recherche concernant ce type d'interactions. Parmi les travaux ayant contribué de façon décisive à cerner les mécanismes micromorphologiques sous l'angle de leur spécificité et de leur diversité, nous pourrions notamment signaler ceux de Adams (1920), Karling (1942), Vincent (1953), Butler (1957), Berry & Barnett 1957, Barnett & Lilly (1962), Barnett (1958, 1964), Shigo (1960), Slifkin (1961), Kenneth & Isaac (1963), Whaley & Barnett (1963), Boosalis (1964), Brunk & Barnett (1966), Armentrout & Wilson (1969), Linneman (1968), England (1969), Gain & Barnett (1970), Manocha & Lee (1971), Barnett & Binder (1973), Deacon (1976), Manocha & Graham (1982), Henis et al. (1983), Chet & Elad (1983), Lutchmeah & Cooke (1984), etc...

Sous leur apparence uniforme, les mécanismes de type micromorphologique se caratérisent par une grande diversité dont un aperçu nous est fourni par la figure 2: au groupe des antagonistes de type **biotrophe** (connaissance en réalité très limitée des exigences inhérentes à de tels microorganismes) capables de tirer les nutriments requis à partir de cellules vivantes de leur hôte (l'agent phytopathogène) tout au moins au cours des

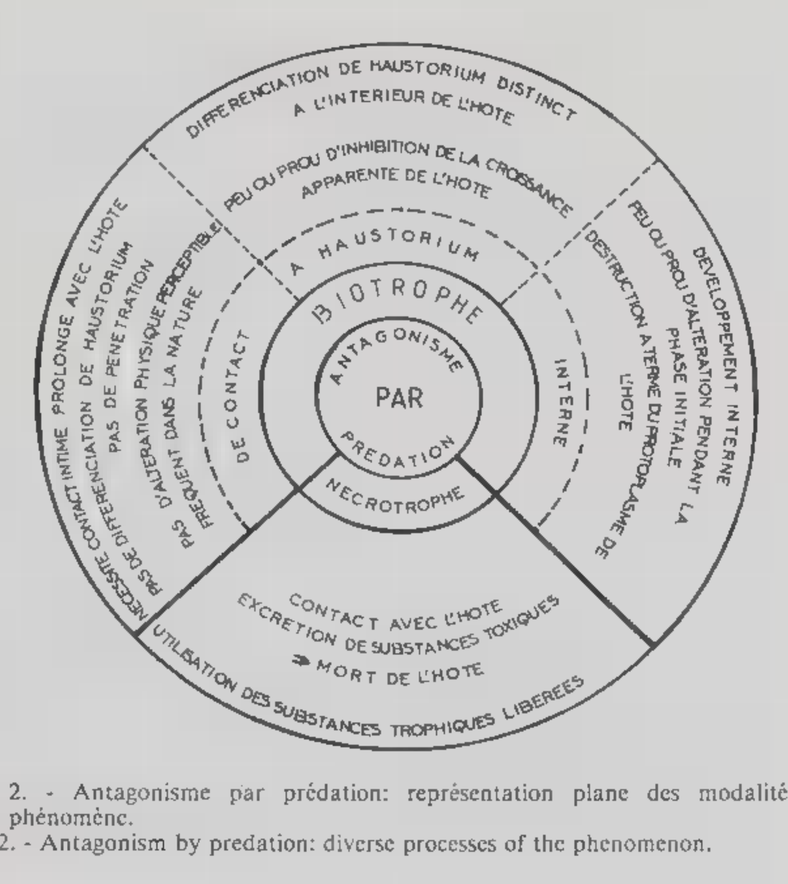


Fig. 2. - Antagonisme par prédation: représentation plane des modalités du phénomène.
Fig. 2. - Antagonism by predation: diverse processes of the phenomenon.

phases initiales de ces interactions, s'oppose celui des antagonistes dits **Nécrotrophes** qui établissent un contact avec l'hôte, excrètent des substances létales destructrices vis-à-vis de celui-ci pour ensuite utiliser les métabolites libérés.

Selon que le contact établi (relativement aux antagonistes de type biotrophe) avec l'agent phytopathogène procède de la relation superficielle, de la différenciation de suçoirs caractéristiques *(haustoria)* ou du développement interne, l'antagoniste sera dit **de contact, à haustorium ou interne.**

- Antagoniste de type biotrophe

- Antagonisme de type biotrophe de contact

Tel qu'il est visualisé par les antagonistes de contact, ce mode de parasitisme se caractérise par la différenciation, par l'antagoniste, de branches spécialisées longues de quelques micromètres; ces "microdigitations" pouvant envelopper partiellement ou totalement les hyphes de l'hôte ou venir en contact coaxial (apex à apex) par rapport à de courtes ramifications de l'hôte (Fig. 3) à l'image de *Calcarisporium parasiticum* sur *Sphaeropsis*

malorum (Barnett & Lilly, 1958), *Gonatobotrys simplex* sur *Alternaria* sp. (Whaley & Barnett, 1963), *Gonatobotryum fuscum* sur *Graphium* sp. (Shigo, 1960), ou de *Stephanoma phaeospora* sur *Tritirachium* sp. (Barnett & Binder, 1973). Il semble généralement admis que la cellule de contact (cellule tampon) agisse de façon à augmenter la perméabilité de la membrane de l'hôte même si, en dernière analyse, l'essentiel des métabolites de ce dernier ne sont libérés qu'au terme de l'autolyse. Il nous faut cependant signaler que de nombreux champignons (9 espèces d'Ascomycètes et plusieurs Imparfaits) excrètent dans le milieu des principes stimulant la croissance de *Stephanoma phaeospora* (Rakvidhyasastra & Butler, 1973).

Le mode de parasitisme propre à cette catégorie d'agents antagonistes -en l'absence de toute lésion ou de production toxique perceptibles- tiendrait essentiellement à une compétition de type trophique dont la conséquence première est la réduction de croissance de l'hôte: la croissance pondérale de *Physalospora obtusa* est plus élevée que celle observée pour ce pathogène interagissant avec l'agent antagoniste *Calcarisporium parasiticum* (Barnett & Lilly, 1958).

- Antagoniste de type biotrophe à *haustorium*

Le mode de parasitisme concerné sera matérialisé -à titre d'exemple- à l'image du mécanisme inhérent à l'expression de *Piptocephalis virginiana*: placées à proximité d'un hôte sensible (*Choanephora cucurbitarum*, *Thamnidium elegans* ou *Mycotypha microspora*), les spores de *P. virginiana* émettent un tube germinatif (tropisme positif par rapport à l'hôte) qui s'allonge pour venir au contact de l'hôte. On assiste alors à l'apparition d'un *appresorium* qui émet un diverticule d'infection lequel, après pénétration de l'hôte, conduit à la différenciation d'*haustoria* ramifiés; un délai de 24 heures serait nécessaire entre l'initiation de la germination et la différenciation de l'*appresorium* sous réserve que les deux protagonistes aient été en étroite proximité (Berry & Barnett, 1957).

La faculté de différencier un *haustorium* serait selon Berry & Barnett (1957) et Sy (1987) un caractère constant chez toutes les espèces décrites de *Piptocephalis*.

L'ultrastructure de l'*haustorium* décrit chez *P. virginiana* est parfaitement similaire à celle des *haustoria* décrits chez les agents phytopathogènes (à *haustorium*) affectant les végétaux supérieurs: Berry & Barnett (1957), Armentrout & Wilson (1969), Manocha & Lee (1971). La figure 3 contient quelques autres références relatives à ce groupe d'antagonistes biotrophes à *haustorium*.

- Antagonistes biotrophes internes

Ce type d'antagonistes s'exprime par une infection suivie du développement de l'agent antagoniste à l'intérieur des organes de l'hôte parasité (Fig. 3).

Les stades initiaux ne se traduisent par aucune lésion ou altération perceptible quoique le processus entraîne à terme une désintégration irrémédiable de l'hôte.

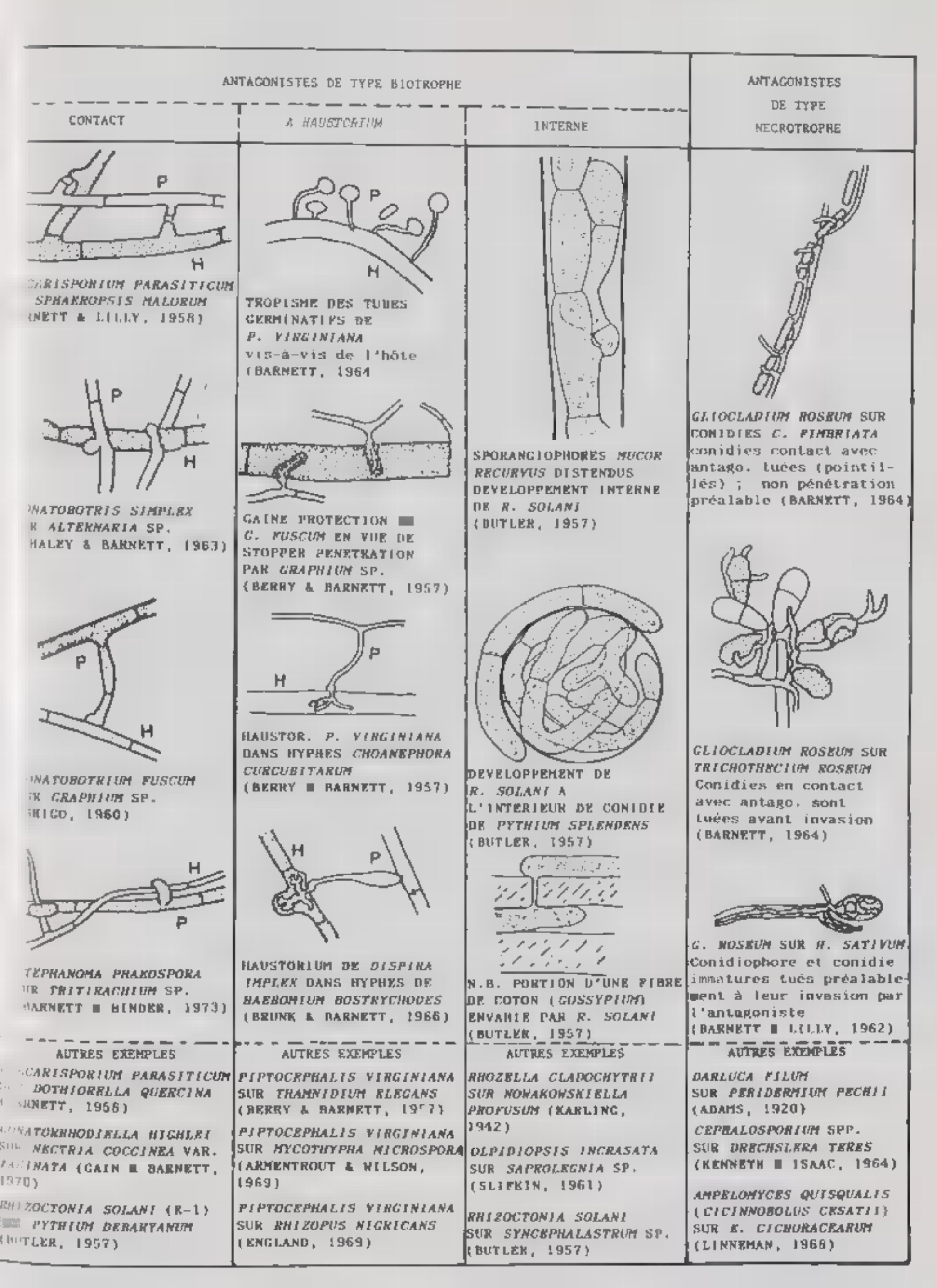


Fig. 3. - Antagonisme par prédation: aspects micromorphologiques du phénomène.
Fig. 3. - Micromorphological data for predation antagonism.

- Antagonistes de type nécrotrophe

Les exemples décrits dans la littérature permettent d'envisager plusieurs aspects du contrôle généré par des antagonistes de type nécrotrophe (Barnett & Binder, 1973): à très court terme, on assiste à une action de type biotrophe (contact prolongé avec ou sans pénétration) précédant une période de vie saprophytique. Très rapidement, on observe la disparition de la membrane nucléaire et la mort de la cellule hôte.

Indiscutable, le rôle du phénomène d'antibiose demeure cependant difficile à évaluer. Un approfondissement des recherches s'avère plus que jamais nécessaire avant que nous puissons parvenir à caractériser de façon précise les modes d'action concernés si tant est que ces antagonistes se différencient de ceux biotrophes. A toutes fins utiles, nous avons répertorié quelques exemples dans la figure 3.

APPROCHE BIOCHIMIQUE DU PHÉNOMÈNE D'ANTAGONISME

La grave épidémie de rouille *(Uromyces phaseoli)* ayant affecté en 1981 les cultivars de haricot *(Phaseolus vulgaris)* dans l'état de Michigan s'est traduite par des pertes de rendement évaluées à 78% (Backer et al., 1983). La variabilité inhérente au parasite incriminé explique en partie l'importance relative de cette maladie en dépit de l'existence de nombreuses sources de résistance et de la disponibilité de plusieurs matières actives. Le screening effectué à partir de 5 microorganismes *(Bacillus subtilis, B. cereus* subsp. *mycoides, B. thuringiensis, Erwinia ananas* pv. *Uredovora, Pseudomonas syringae)* a permis aux auteurs précités de matérialiser une activité anti-rouille particulièrement intéressante: plus de 95% d'inhibition du développement de la maladie lorsque la souche APPL-1 de *B. subtilis* est appliquée (pulvérisation foliaire) en traitement préventif (2 à 120 heures préalablement à l'inoculation artificielle de l'agent pathogène) sous serre. L'efficacité exceptionnelle ainsi mise en évidence serait en réalité inhérente à un composé présent dans les filtrats de culture dont on sait qu'il est thermostable, non dialysable, de poids moléculaire voisin de 5-10 kdaltons et renfermant environ 5% de carbohydrates et 95% de protéïnes. Excepté pour *Pseudomonas syringae*, tous les autres germes testés procurent un taux d'inhibition supérieur à 80% consécutivement à une confrontation asynchrone préventive avec l'agent pathogène.

Si nous avons choisi de décrire précisément cet exemple parmi tant d'autres (Fravel & Spurr, 1977: contrôle d'*Alternaria alternata* sur feuille de tabac avec *Bacillus cereus* subsp. *mycoides*; Morgan, 1963: lutte contre la rouille du blé et de l'avoine *(Puccinia recondita, P. graminis* f. sp. *tritici* et *P. coronata)* par pulvérisation de *B. pumilus*; Spencer, 1980: lutte contre *Uromyces dianthi* sur oeillet par application de *Verticillium lecanii*, etc...), c'est essentiellement en raison du caractère aérien et de la gravité des attaques de la maladie, de la variabilité de l'agent pathogène et de la nature des biofongicides concernés.

En dépit de ce que le mode d'action n'ait pas été entièrement élucidé ou demeure relativement méconnu dans de nombreux cas, l'ensemble des

Tableau 1: Approche biochimique du phénomène d'antagonisme.
Table 1: Biochemical approach of the antagonism phenomenon.

Antagoniste	Agent phytopathogène contrôlé par l'antagoniste	Auteur	Année	Mode d'action prédominant
Gliocladium roseum	*Rhizoctonia solani*	JAGER et al.	1979	TOXINES ■ priori
Hormiactis fimicola	*Rhizoctonia solani*	NAIKI ■ UI	1972	Antibiose
Trichoderma lignorum	Champignons indéterminés	WEINDLING	1932	Antibiotique très nette à distance
T. viride	*R. solani, B. cinerea, Dactylarium dendroides*	OLIVIER ■ GERMAIN	1983	Action prédominante sur les organes jeunes
T. harzianum	*B. cinerea, Sclerotinia sclerotiorum*			
Hansfordia pulvinata	*Cladosporium fulvum*	TIRILLY ■ TRIQUE	1983	ENZYME PECTINOLYTIQUE+activité β1-3 GLUCANASE+TOXINE
T. harzianum	*Stereum purpureum*	GROSCLAUDE	1983	Antibiotiques volatiles
T. harzianum *T. hamatum* *T. viride*	*Armillaria mellea*	LANUSSE et al.	1983	Antibiose
Agrobacterium radiobacter (souche K84)	*A. tumefaciens*	FAIVRE-AMIOT	1983	AGROCINE 84
Pseudomonas fluorescens *Pseudomonas putida*	*Pythium ultimum* *R. solani* *Phytophtora nicotianae* Nombreuses bactéries	DIGAT	1983	Excrétion SIDEROPHORES

exemples sus-mentionnés ou récapitulés dans le tableau n° 1 pourrait se définir par la médiation de facteurs biochimiques quand bien même cette efficacité demeure indissociable des déterminants externes.

ANTAGONISME PAR COMPÉTITION

Les chercheurs spécialistes de la lutte biologique évoquent volontiers l'antibiose, la prédation (au sens défini par nous-même) ou l'hypovirulence dans leur tentative d'approche des mécanismes impliqués en lutte biologique; par contre, peu de références récentes sont disponibles en matière de compétition notamment trophique: cette réalité traduit d'une part l'ampleur du thème "Lutte biologique", d'autre part la difficulté de circonscription de cette dimension d'un point de vue qualitatif et quantitatif.

On peut postuler -sous réserve d'une meilleure compétitivité du germe antagoniste- que la compétition trophique devra être envisagée toutes les fois que le substrat de confrontation se révèlera relativement déficient pour un métabolite indispensable pour la biologie des microorganismes en présence; demeurerait à cerner l'importance (soulignée par Alabouvette et al., 1983; Alabouvette & Davet, 1985) de cette compétition relativement aux autres mécanisme potentiels.

En tout état de cause, le terme de compétition est par nous usité dans son acception la plus large: compétition pour les macroéléments, les microéléments, l'oxygène, l'espace, etc...

Ce propos "très pointu" n'a fait l'objet d'aucun développement au stade actuel de nos recherches si ce n'est l'occupation "stratégique" de l'espace précocement observée avec certains antagonistes au cours de confrontations sur milieu gélosé avec *Pyricularia oryzae*: *T. pseudokoningii*, *T. harzianum*/N68, *T. koningii*/N70, *Trichoderma* sp./IKP6, *T. harzianum*/N72, *T. harzianum*/CPO-80, etc..., encore que cette vitesse de croissance soit fortement tributaire des conditions abiotiques du milieu. En conséquence, nous nous bornerons à signaler quelques exemples de contrôle biologique dont l'une des essences se trouve précisément être la compétition trophique:

- L'antagonisme exprimé par *Pseudomonas fluorescens* vis-à-vis de *Fusarium oxysporum* serait sous-tendu par une compétition pour le fer: immobilisation dans les sidérophores de la bactérie du fer indispensable au développement du pathogène (Scher & Backer, 1982/cités par Alabouvette & Davet, 1985).

- Le contrôle biologique de *Pythium ultimum* par *P. oligandrum* (Deacon évoquant Henri, 1976) reposerait sur la compétition trophique associée à une action parasitaire directe.

- La compétition trophique serait également à la base de l'efficacité de *Armillaria obscura* vis-à-vis de *A. mellea* (Guillaumin, 1983).

AUTRES MÉCANISMES

Deux exemples serviront à illustrer cette rubrique:

- Elicitation de la résistance de l'hôte par la médiation de phytoalexines à l'image de l'induction de la résistance du piment *(Capsicum annuum)* aux attaques de *Phytophthora capsici* par le filtrat de culture de *Trichoderma* sp. (Molot, cité par Davet, 1983).

- Sauvegarde de l'intégrité de phytoncides générateurs de la résistance de l'hôte à l'image de l'antagonisme de *Trichoderma harzianum* vis-à-vis de *Fomes connatus* (agent de la pourriture d'*Acer rubrum*) (Smith et al, 1981): le développement naturel de *Phialophora melinii* à la surface des blessures se traduit par la dégradation des substrats phénoliques inhibiteurs de *F. connatus*: appliqué précocement, *T. harzianum* parvient à monopoliser la niche habituellement colonisée par *P. melinii*, d'où la sauvegarde des composés phénoliques dont l'activité à l'encontre de *F. connatus* explique la protection de l'érable.

CONCLUSION

L'antagonisme exercé à l'encontre des agents phytopathogènes s'exprime en réalité selon un faisceau de processus quand bien même il nous faut admettre la prééminence (durable ou transitoire) possible d'un mécanisme sur d'autres à une étape donnée (facteur temps) des interactions régnant au sein de la triade Hôte x Parasite x Antagoniste.

Ainsi, le contrôle biologique de *Rhizoctonia solani* par *Trichoderma harzianum* met en jeu (Chet & Elad, 1983) des mécanismes préalables de reconnaissance (lectines localisées au niveau des parois de *Rhizoctonia solani*), des mécanismes de type biochimique (production de chitinase et de β1-3 glucanase responsables de l'altération de l'intégrité des parois de l'agent pathogène).

La nature des mécanismes mis en jeu, leur hiérarchisation en terme de prééminence et l'efficacité attendue à terme de ces interactions sont fortement dépendantes de la **plante hôte** (degré de résistance vis-à-vis des stimuli inductibles par le germe antagoniste), du **parasite** (virulence et agressivité, degré de sensibilité vis-à-vis de l'antagoniste), de l' **Antagoniste** (adaptabilité, mécanismes diversifiés d'action) et aussi des conditions de l'environnement (facteurs biotiques et cosmiques).

Dans une prochaine publication, nous nous proposons d'appréhender les mécanismes impliqués dans le contrôle biologique de *Pyricularia oryzae* Cav., responsable de graves épidémies sur la première céréale mondiale en terme de consommation humaine directe: le riz .

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à exprimer tous leurs remerciements à Madame Y. Lim et à Mademoiselle F. Madoussou pour le soin particulier consenti dans la saisie et la mise en forme de la présente publication.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS J.F., 1920 - *Darluca* ou *Peridermium peckii*. *Mycologia* 12: 309-315.

AYERS T. T., 1935 - Parasitism of *Dispira cornuta*. *Mycologia* 27: 235-261.

ALABOUVETTE C., COUTEAUDIER Y. et LOUVET J., 1983 - Importance des phénomènes de compétition nutritive dans l'antagonisme entre micro-organismes. *Les Colloques de l'INRA* 18: 7-15.

ALABOUVETTE C. et DAVET P., 1985 - Perspectives de lutte biologique et intégrée contre les maladies d'origine tellurique en cultures protégées. *La défense des végétaux* n° 234: 237.

ARMENTROUT V.N. and WILSON C.L., 1969 - Haustorium-host interaction during mycoparasitism of *Mycotypha microspora* by *Piptocephalis virginiana*. *Phytopathology* 59: 897-905.

BACKER C.J., STAVELY J. R., THOMAS C. A., SASSER M. and Mac FALL J.S., 1983 - Inhibitory effect of *Bacillus subtilis* on *Uromyces phaseoli* and on development of rust pustules on bean leaves. *Phytopathology* 73: 1148-1152.

BARNETT H.L., 1958 - A new *Calcarisporium* parasite on other fungi. *Mycologia* 50: 497-500.

BARNETT H.L. and LILLY V.G., 1958 - Parasitism of *Calcarisporium parasiticum* on species of *Physalospora* and related fungi. *West Virginia Agric. Exp. Station Bull.* 420 T., 36 p.

BARNETT H.L. and LILLY V.G., 1962 - A destructive mycoparasite, *Gliocladium roseum*. *Mycologia* 54: 72-77.

BARNETT H.L., 1964 - Mycoparasitism. *Mycologia* 56: 1-21.

BARNETT H.L. and BINDER F.L., 1973 - The fungal host-parasite relationship. *Annual Rev. phytopathol.* 11: 273-292.

BERRY C.R. and BARNETT H.L., 1957 - Mode of parasitism and host range of *Piptocephalis virginiana*. *Mycologia* 49: 374-386.

BISHOP R.H., 1964 - Effects of nutrition on the mycoparasite, *Gonatobotryum fuscum*. Ph. D. Dissertation, West Virginia University, Morgantown, 134 p.

BOOSALIS M.G., 1954 - *Penicillium* sp. parasitic on *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 44: 482.

BOOSALIS M.G., 1956 - Effect of soil temperature and green-manure amendment of unsterilized soil on parasitism of *Rhizoctonia solani* by *Penicillium vermiculatum* and *Trichoderma* sp. *Phytopathology* 46: 473-478.

BOOSALIS M.G., 1964 - Hyperparasitism. *Annual Rev. Phytopathol.* 2: 263-276.

BRUNK M. and BARNETT H.L., 1966 - Mycoparasitism of *Dispira simplex* and *D. parvispora*. *Mycologia* 58: 518-523.

BUTLER E. E., 1957 - *Rhizoctonia solani* as a parasite of fungi. *Mycologia* 49: 354-373.

CHET I. and ELAD Y., 1983 - Mechanism of mycoparasitism. *Les Colloques de l'INRA* 18: 35-40.

DAVET P., 1983 - Les *Trichoderma*, exemple de champignons antagonistes d'agents pathogènes. Faune et Flore auxiliaires en agriculture. *ACTA*: 193-205.

DEACON J. W., 1976 - Biological control of the take-all fungus *Gaeumannomyces graminis* by *Phialophora radicicola* Cain. *EPPO Bulletin* 6: 297-308.

DIGAT B., 1983. Modes d'action et effets des rhizobactéries promotrices de la croissance et du développement des plantes. *Les colloques de l'INRA* 18: 239-248.

DOZ B., JACQUEMOND M., MARCHOUX G. et DUNEZ J., 1983 - Interactions entre souches de virus; application à la protection des plantes. *Les colloques de l'INRA* 18: 59-68.

ENGLAND W.H., 1969 - Relation of age of two host fungi to development of the mycoparasite, *Piptocephalis virginiana*. *Mycologia* 61: 586-592.

FAIVRE-AMIOT A., 1983 - Utilisation d'*Agrobacterium radiobacter* (Beijerinck et van Delden) conn. souche K84, dans la lutte contre *Agrobacterium tumefasciens* (Smith et Townsend) conn. *Les Colloques de l'INRA* 18: 217-228.

FRAVEL D. and SPURR H.W., 1977 - Biocontrol of Tabacco brown-spot disease by *Bacillus cereus* subsp. *mycoides* in a controlled environment. *Phytopathology* 67: 930-932.

GAIN R.E. and BARNETT H.L., 1970 - Parasitism and axenic growth of the mycoparasite *Gonatorthodiella highlei*. *Mycologia* 62:1122-1129.

GROSCLAUDE Ch., 1983 - Activité du *Trichoderma harzianum* vis-à-vis du *Sterreum purpureum*. *Les Colloques de l'INRA* 18: 115-118.

GUILLAUMIN J. J., 1983 - Phénomènes d'antagonisme entre les espèces d'Armillaires du groupe *Mellea*. *Les colloques de l'INRA* 18: 193-197.

HENIS Y., ADAMS P.B., LEWIS J.A. and PAPAVIZAS G.C., 1983 - Penetration of sclerotia of *Sclerotium rolfsii* by *Trichoderma* spp. *Phytopathology* 73: 1043-1046.

JAGER C., TENHOOPEN A. et VELVIS H., 1979 - Hyperparasites of *Rhizoctonia solani* in Dutch potato fields. *Netherlands J. Pl. Pathol.* 85: 253-268.

KARLING J. S., 1942 - Parasitism among the chytrids. *Amer. J. Bot.* 29: 24-35.

KENNETH R. and ISAAC P. K., 1964 - *Cephalosporium* species parasitic on *Helminthosporium*. *Canad. J. Pl. Sci.* 44: 182-187.

KUHLMAN E.G., BHATTACHARYYA H., NASH B. L., DOUBLE M.L. and Mac DONALD W.L., 1984 - Identifying hypovirulent isolates of *Cryphonectria parasitica* with broad conversion capacity. *Phytopathology* 74: 676-682.

LANUSSE M., LUNG-ESCARMANT B., DUBOS B. et TARIS B., 1983 - Etude *in vitro* des propriétés antagonistes de huit espèces de *Trichoderma* à l'égard de deux souches d'*Armillaria mellea* (Vahl.) Karst. *Les Colloques de l'INRA* 18: 179-189.

LEMAIRE J. M., DOUSSINAULT G., LUCAS P. et PERRATON B., 1982 - Possibilité de sélection pour l'aptitude à la prémunition dans le cas du piétin-échaudage *(Gaeumannomyces graminis)*. *Agronomie* 3: 90.

LINNEMANN G., 1968 - *Ampelomyces quisqualis* Ces., ein Parasit auf Mucorineen. *Arch. Mikrobiol.* 60: 59-75.

LUTCHMEAH R. S. and COOKE R.C., 1984 - Aspects of antagonism by mycoparasite *Pythium oligandrum*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83: 696-700.

MANOCHA M.S. and LEE K.Y., 1971 - Host-parasite relations in mycoparasite. I. Fine structure of host parasite, and their interface. *Canad. J. Bot.* 49: 1677-1681.

MANOCHA M.S. and GRAHAM L.L., 1982 - Host cell wall synthesis and its role in resistance to a mycoparasite. *Physiol. Pl. Pathol.* 20: 157-164.

MORGAN F.L., 1963 - Infection inhibition and germ-tube lysis of three cereal rusts by *Bacillus pumilus*. *Phytopathology* 53: 1346-1348.

NAIKI T. and UI T., 1972 - The microorganisms associated with the sclerotia of *Rhyzoctonia solani* Kühn in soil and their effect on the viability of the pathogens. *Mem. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* 8: 252-265.

OLIVIER J. M. et GERMAIN R., 1983 - Etude des antibiotiques volatils des *Trichoderma*. *Les Colloques de l'INRA* 18: 17-34.

OGAWA K. and KOMADA H., 1984 - Biological control of *Fusarium* wilt of sweet potato by non-pathogenic *Fusarium oxysporum*. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* 50: 1-9.

RAKVIDHYASASTRA V. and BUTLER E.E., 1973 - Mycoparasitism by *Stephanoma phaeospora*. *Mycologia* 65: 580-593.

SHIGO A.L., 1960 - Parasitism of *Gonatobotryum fuscum* on species of *Ceratocystis*. *Mycologia* 52: 584-598.

SLIFKIN M.K., 1961 - Parasitism of *Opidiopsis incrasata* on members of the *Saprolegniaceae*. I. Host range and effects of light, temperature, and stage of host infectivity. *Mycologia* 53: 183-193.

SMITH K.T., BLANCHART R.O. and SHORTLE W.C., 1981 - Postulated mechanism of biological control of decay fungi in red maple wounds treated with *Trichoderma harzianum*. *Phytopathology* 71: 496-498.

SPENCER D.M., 1980 - Parasitism of carnation rust *(Uromyces dianthi)* by *Verticillium lecanii*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 74: 191-194.

SY A.A., NORNG K., ALBERTINI L. et BARRAULT G., 1983 - Recherches sur la lutte biologique contre *P. oryzae* Cav. III. Influence de la température sur l'aptitude des germes antagonistes à inhiber la croissance mycélienne du parasite. *Cryptogamie, Mycol.* 4: 245-249.

SY A.A., NORNG K., ALBERTINI L. et PETITPREZ M., 1984 - Recherches sur la lutte biologique contre *P. oryzae* Cav. IV. Influence du pH sur l'aptitude des germes antagonistes à inhiber la croissance mycélienne du parasite. *Cryptogamie, Mycol.* 5: 59-65.

SY A.A., 1987 - Lutte biologique contre *Pyricularia oryzae* Cav.: stratégie et applications. Thèse de Doctorat d'Etat Es Sciences. Institut National Polytechnique de Toulouse, France; réf. n° 120, 157 p.

TIRILLY Y. et TRIQUE B., 1983 - Production d'enzymes lytiques et d'une toxine par l'*Hansfordia pulvinata*, hyperparasite du *Cladosporium fulvum*. *Les Colloques de l'INRA* 18: 51-58.

VINCENT M., 1953 - A *Chalaropsis* on beech. *Nature (London)* 172: 963-964.

WEINDLING R., 1932. *Trichoderma lignorum* as a parasite of other soil fungi. *Phytopathology* 22: 837-845.

WHALEY J. W. and BARNETT H.L., 1963. Parasitism and nutrition of *Gonatobotrys simplex*. *Mycologia* 55: 199-210.

Annexe 1. - Quelques aspects étiologiques et épidémiologiques du phénomène d'antagonisme.

Annex 1. - Some etiological and epidemiological aspects of the antagonism phenomenon.

Niveau	Variation	Sources	Illustration Antagoniste	Illustration Hôte	Remarques
Antagoniste		Facteur souches	*R. solani*	*Pythium* sp.	Virulence fonction conditions culturales/BUTLER, 1957
			T. harzianum *Micromonospora*	*P. oryzae*	*In vivo* et *in vitro*/SY[illegible]1983, 1984.
Hôte		Stade physiologique	*O. incrassata*	*Saprolegniaceae*	Oogones et sporanges de l'hôte inhibent parasitisme/SLIFKIN, 1961
		Age du mycélium	*R. solani*	Différents hôtes	Sensibilité plus élevée des hyphes jeunes/BUTLER, 1957/BOOSALIS, 1964
Plante concernée		Propriétés intrinsèques Ex. Phytoal./Elicitation	*H. pulvinata*	*C. fulvum*	Rôle activité B(1,3) glucanasique/TIRILLY [illegible] TRIQUE, 1983
[illegible]NVIRONNEMENT	ASPECTS TROPHIQUES	Oligoéléments	*G. fuscum*	*Graphyum* sp.	Maximum d'attaque en présence de Mg et Mn/SHIGO, 1960
		Galactose, lactose, cellobiose	*R. solani*	*M. recurvis*	Faibles attaques en présence de tels sucres
		Dextrose	*P. vermiculatum*	*R. solani*	Parasitisme élevé sur PDA riche en Dextrose (20/1)BOOSALIS, 1954, 1956
		Hexoses	*O. incrassata*	*S. kauffmaniana* *S. diclina* *S. delica*	Hôtes sévèrement parasités en présence de D-GLUCOSE B-LEVULOSE D-LEVULOSE, D. MANNOSE/SLIFKIN, 1961/BOOSALIS, 1964
		Carbone et azote	*D. cornuta*	Différents hôtes	Teneur élevée en carbone =défavorable à "HYPERPARASITE". Teneur riche [illegible] AZOTE LIBRE =favorable/AYERS, 1935/BISHOP, 1964.
		Rapport C/N	*D. cornuta*	*C. recurvatus*	Rapport C/N faible =parasitisme très grave en présence de N/BISHOP, 1964
		Amidon, glycogène, xylose	-	-	Teneur élevée = sensibilité élevée de l'hôte/SLIFKIN, 1961, BOOSALIS, 1964
		Facteur croissance	-	-	Facteur de croissance provenant de l'hôte et utilisé par le parasite/ BARNETT [illegible] LILLY, 1958.
	PARAMETRES PHYSIQUES	Température	*R. solani* *P. virginiana*	*M. recurvis* *T. elegans*	Sensibilité plus élevée à 25°C et nulle à 15°C(BARNETT [illegible] BINDER, 1973) Parasitisme vigoureux à 25°C, nul à 15-20°C
		pH	*R. solani*	*P. debaryanum* *P. butleri*	Infection sévère à pH 5,5 et 7,1/BUTLER, 1957.
		Lumière	*O. incrassata*	Différents hôtes	Action <0 lumière artificielle et alternance/BUTLER, 1957
Autres facteurs		Microfaune	-	-	Inhibition partielle, totale ou nulle du phénomène d'hyperparasitisme